

**LIGOPHORUS IMITANS (MONOGENEA)  
ECTOPARASITE DE *LIZA RAMADA* (TELEOSTEI)  
II. VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE ET CONTRAINTES ENVIRONNEMENTALES\***

Hervé CALTRAN<sup>(1)</sup>, Patrick SILAN<sup>(1)</sup> & Maurice ROUX<sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup>URA CNRS 698 "Biologie des Populations d'Helminthes Parasites", Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral,  
Université Montpellier II, 1 quai de la Daurade, 34200 Sète.

<sup>(2)</sup>URA CNRS 1152, Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, Faculté des Sciences St. Jérôme,  
Avenue Normandie-Niemen, 13397 Marseille Cedex 13.

**SUMMARY**

(original scientific paper)

LIGOPHORUS IMITANS (MONOGENEA) ECTOPARASITE OF *LIZA RAMADA* (TELEOSTEI) II. MORPHOLOGICAL VARIABILITY AND ENVIRONMENTAL CONSTRAINTS. *Ligophorus imitans* is a gill ectoparasite of *Liza ramada* (Teleostei). Each parasite infrapopulation is subject to environmental constraints depending on the host biology or ecology. The effect of eight environmental or structural variables on the morphological plasticity of this monogenean has been studied. The biometrical variables which are considered are the opisthaptor hard parts and the genital organs. The size of opisthaptor sclerotized parts increases with the host size and hence with the gill heterogeneity. The same relation can be observed between the host and the parasite size. However, the stage of sexual maturity of this latter, and therefore its age, are not concerned by this fact. The local parasite density and the local community structure have no detectable effect on the haptor morphometry. The variability of the genital organs is independant of the environmental variables considered. The ecological and evolutive implications of these results are discussed.

**KEY WORDS :** *Liza ramada* - Mugilidae - *Ligophorus imitans* - Monogenea - Population biology - Morphological plasticity - Environmental constraints.

**RÉSUMÉ**

(travail original)

*Ligophorus imitans* est un ectoparasite branchial de *Liza ramada* (Teleostei). Chaque individu-hôte abrite une infrapopulation parasitaire qu'il soumet aux contraintes résultant de sa propre biologie ou écologie. L'influence de huit variables environnementales ou structurelles sur la plasticité morphologique des pièces sclérifiées de l'opisthohapteur et de l'appareil génital de ce monogène est étudiée. La taille des pièces sclérifiées du haptteur augmente avec la taille de l'hôte et donc l'hétérogénéité des branchies. Une relation de même nature existe entre taille de l'hôte et taille du parasite, sans que le stade de maturité sexuel et donc l'âge de ce dernier soit impliqué. La densité et la composition locales du peuplement parasitaire n'ont pas d'effet décelable sur la morphométrie du haptteur. La variabilité de l'appareil génital est indépendante des variables environnementales considérées.

**MOTS CLÉS :** *Liza ramada* - Mugilidae - *Ligophorus imitans* - Monogène - Biologie des populations - Plasticité morphologique - Contraintes environnementales.

## INTRODUCTION

*Ligophorus imitans* (Monogenea, Ancyrocephalidae) est un ectoparasite branchial du muge ou mulot *Liza ramada* (Teleostei, Mugilidae). L'analyse biométrique des pièces sclérifiées du haptéur et de l'appareil génital de ce monogène a permis de mettre en évidence la nature et l'importance de la variabilité phénotypique dans une population naturelle (CALTRAN *et al.*, 1995).

Chaque individu-hôte abrite une infrapopulation parasitaire qu'il soumet aux contraintes résultant de sa propre biologie ou écologie : ainsi l'âge et la taille de l'hôte conditionnent la taille de ses branchies, et donc l'hétérogénéité du biotope branchial colonisé par ces plathelminthes (WOOTEN, 1974 ; SILAN *et al.*, 1987). La nature de l'hydrodynamisme qui en résulte a une action déterminante sur la répartition branchiale de certains monogènes (SILAN, 1984). Il est par conséquent intéressant de s'interroger sur l'influence que peut avoir la position des parasites dans les branchies sur la variabilité morphologique de leurs pièces haptoriales.

Par ailleurs, certains muges de Camargue (Delta du Rhône, France), et donc leurs ectoparasites, passent de zones saumâtres à des zones dulçaquicoles et inversement selon la saison. L'action éventuelle de telles contraintes sur la plasticité morphologique est inconnue.

Chaque infrapopulation parasitaire présente en outre ses propres caractéristiques, sous l'influence directe des processus démographiques : stades de maturité et tailles représentés, densité de Monogènes et nature de l'infrapopulation. L'influence de huit de ces variables environnementales ou structurelles sur la variabilité phénotypique est étudiée par une analyse multidimensionnelle. Les implications écologiques et évolutives des résultats présentés seront discutées.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour l'hôte comme pour le parasite, échantillons et modes d'échantillonnage ont été décrits en détail (CALTRAN *et al.*, 1995). Les variables supplémentaires sui-

TABLEAU I. – Nature, modalités et codification des variables environnementales.  
Forms and codification of the environmental variables.

	NATURE DES VARIABLES	MODALITÉS	CODE
TEMPS	Saison d'échantillonnage	Hiver (Janvier, Février, Mars)	H
		Printemps (Avril, Mai, Juin)	P
		Été (Juillet, Août, Septembre)	E
		Automne (Octobre, Novembre, Décembre)	A
MILIEU EXTERIEUR	Nature du milieu aquatique	Dulçaquicole	M0
		Saumâtre	M1
MILIEU HÔTE	Longueur furcale de l'hôte	Classe [7 cm, 14 cm]	L1
		Classe [14 cm, 21 cm]	L2
		Classe [21 cm, 28 cm]	L3
		Classe [28 cm, 32 cm]	L4
PARASITE	Localisation des parasites dans les branchies	120 modalités possibles dont 49 réalisées	entier positif
	Effectif local des parasites	Un individu par station	Ef1
		Deux individus par station	Ef2
		Plus de deux individus par station	Ef3
	Catégories de tailles (mesure du périmètre)	Classe [745 µm, 1452 µm]	Per1
		Classe [1452 µm, 2160 µm]	Per2
		Classe [2160 µm, 2867 µm]	Per3
Maturité sexuelle	Jeunes	Je	
	Adultes	Ad	
Nature de l'infrapoeuplement	Absence d'autres espèces de parasites sur la même hémibranchie	C0	
	Présence d'autres espèces de parasites sur la même hémibranchie	C1	
Nombre total de variables considérées			69



vantes (variables-colonnes de la matrice de données) sont considérées (cf. TAB. I) :

**L'environnement aquatique.**— Une station d'échantillonnage est située en milieu dulçaquicole ("Fumemorte" = M0), les deux autres ("Romieu" ; "Embouchure") dans l'étang du Vaccarès (milieu lagunaire saumâtre = M1).

**L'hôte.**— Les muges ont été capturés lors des quatre saisons annuelles. La surface des branchies de ces poissons étant fonction de leur âge et donc de leur taille, la nature et la taille croissante du biotope branchial pour ces parasites seront appréhendées indirectement par la longueur furcale de l'hôte (cf. SILAN *et al.*, 1987).

**Les parasites.**— Les Monogènes étudiés sont les 449 *Ligophorus* présentés in CALTRAN *et al.* (1995). Cinq variables sont prises en compte :

- leur position dans les branchies : chaque individu-parasite est localisé dans une des 120 stations élémentaires définies sur les quatre arcs branchiaux unilatéraux d'un poisson (SILAN & LE POMMELET, 1995). Seules 49 d'entre elles sont utilisées par les *Ligophorus* de cette étude ; les 49 modalités ainsi constituées sont codées avec un entier positif tel que défini dans l'article précité.

- le stade de maturité : l'opposition est faite entre les stades "jeune" (Je) et "adulte" (Ad). Les critères de reconnaissance sont ceux définis par SILAN & MAILLARD (1989).

- le périmètre : il permet d'apprécier la catégorie de taille des Monogènes. Périmètre et stade associés informent de manière qualitative sur l'âge des adultes, lequel ne peut être connu avec précision. Trois classes sont définies entre le minimum et le maximum mesurés : Per1 (*Ligophorus* dont le périmètre est compris entre 745 µm et 1452 µm), Per2 ([1452 µm, 2160 µm]) et Per3 ([2160 µm, 2867 µm]).

- l'effectif : il est défini selon trois classes (Ef1, Ef2 et Ef3) selon le nombre de *L. imitans* dans une même station élémentaire.

- l'absence (C0) ou la présence (C1) d'espèces parasites différentes de *L. imitans*, donc de compétiteur potentiel, sur la même hémibranchie.

Rappelons que les quatorze variables biométriques définies in CALTRAN *et al.*, (1995) sont : HV1, HV2, HV3, HVG (crochets ventraux), BV1, BV2 (barres ventrales), HD1, HD2, HD3, HDG (crochets dorsaux), P1, P2, P3, VG (génitalia).

**Analyses numériques.**— Une analyse factorielle des correspondances (A.F.C.) a été réalisée avec le logiciel BIOMEKO (LEBRETON *et al.*, 1990). Elle fait intervenir

TABLEAU II.— Nature du tableau de contingence utilisé dans l'analyse des correspondances.

*Nature of the contingency table used for the CFA.*

Variables	Classes	Bornes	Je	Ad	Per1	Per2	Per3
HV1	HV11	"[29,6 ; 33,1]"	6	70	48	27	1
	HV12	"[33,1 ; 34,5]"	6	68	50	21	3
	HV13	"[34,5 ; 35,5]"	7	65	47	21	4
	HV14	"[35,5 ; 36,6]"	4	71	44	25	6
	HV15	"[36,6 ; 38,1]"	4	69	32	36	5
	HV16	"[38,1 ; 49]"	13	69	66	46	13

comme document-colonnes les 69 variables environnementales ou décrivant la nature de ces populations (TAB. I). Le document-ligne, comprenant 84 modalités (6 x 14), est constitué de la manière suivante : pour chacune des quatorze variables biométriques (HV1, HV2...), six classes de taille sont définies entre la plus petite et la plus grande mesure de la variable considérée, en portant un nombre sub-égal d'individus-parasites dans chacune de ces classes. Les bornes de ces dernières sont définies automatiquement selon une procédure du logiciel BIOMEKO. Si l'on considère les valeurs des variables biométriques définissant ainsi ces bornes, elles ne sont naturellement pas équidistantes. L'objectif est de créer un tableau de contingence en conservant les variables biométriques sous forme de modalités, sans déséquilibrer les classes par les effectifs. Le tableau II, présentant le début de ce document-ligne, permet d'en appréhender sa structure.

## RÉSULTATS

La figure 1 présente les dix premières valeurs propres. Par ailleurs, le pourcentage d'inertie des 2 premiers facteurs est de 37,3 %, et 64 % sont atteints au dixième facteur.

## VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE ET GRADIENTS DE TAILLE

Les figures 2a, 2b et 2c représentent les 84 modalités biométriques dans le plan F1/F2. Pour des raisons de clarté, les variables sujettes à un fort gradient sur F1 sont présentées indépendamment dans la figure 2a. Celles intervenant peu ou pas dans l'explication de ce premier axe sont reportées dans les figure 2b et 2c ; les points correspondants sont donc superposés et proches de l'origine. Afin de faciliter l'interprétation graphique, les six modalités définies pour une variable biométrique donnée sont symbolisées de la même manière ; chaque symbole pré-

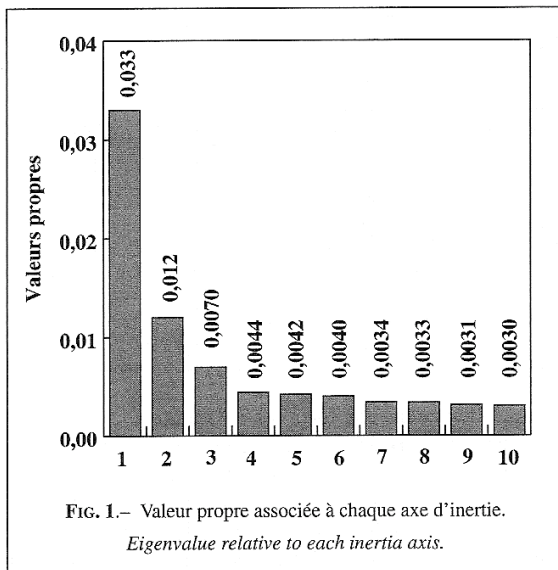


FIG. 2.— Variables biométriques dans le plan F1/F2 de l'AFC.  
Biometrical variables in the C.F.A F1/F2 plane.

FIG. 2a.— HV1 : longueur totale du hamuli ventral ; HV3 : longueur de sa lame ; BV1 : longueur de la barre ventrale ; HD1 : longueur totale du hamuli dorsal ; HD3 : longueur de sa lame ; HDG : longueur de sa garde.

HV1 : total length of the ventral anchor ; HV3 : length of its blade ; BV1 : length of the ventral bar ; HD1 : total length of the dorsal anchor ; HD3 : length of its blade ; HDG : length of its guard.

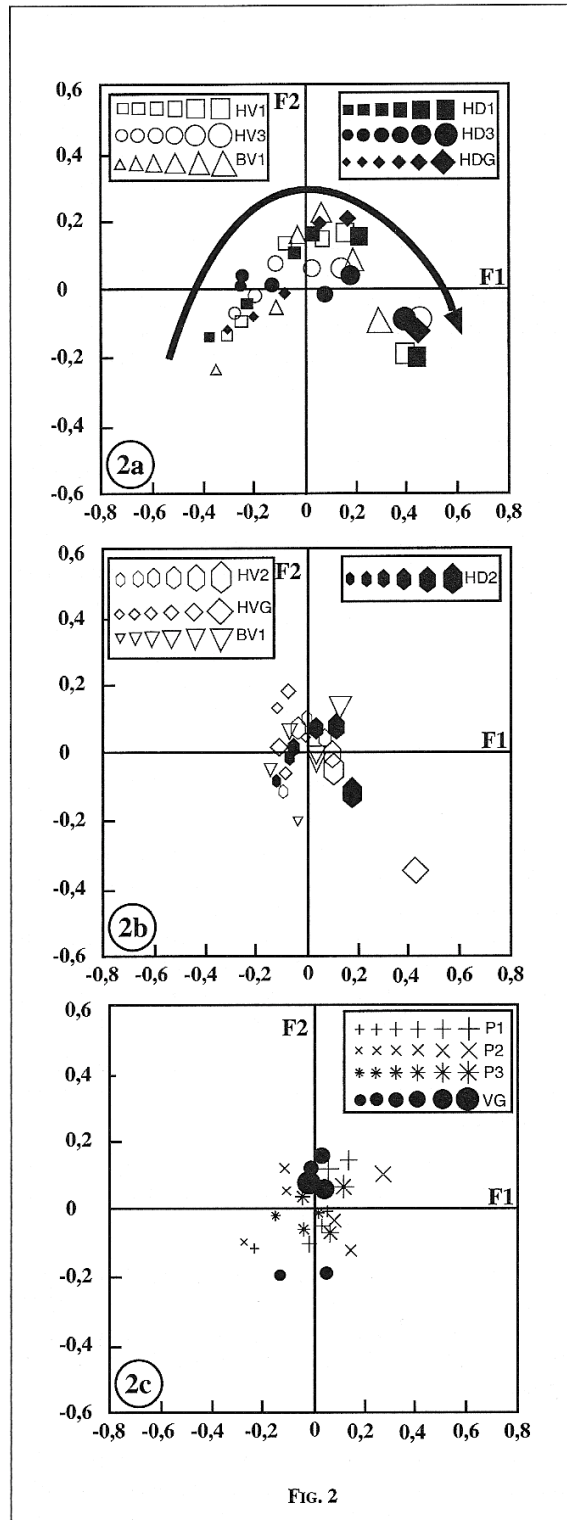
FIG. 2b.— HV2 : profondeur de la lame du hamuli ventral ; HVG : longueur de sa garde ; BV2 : longueur entre les protubérances de la barre ventrale ; HD2 : profondeur de la lame du hamuli dorsal.  
HV2 : blade depth of the ventral anchor ; HD2 : blade depth of the dorsal anchor ; HVG : length of its guard ; BV2 : length between the ventral bar protuberances.

FIG. 2c.— P1 : longueur totale du pénis ; P2 : longueur de sa pièce accessoire ; P3 : longueur de son expansion latérale ; VG : longueur de la partie sclérifiée du vagin.

P1 : total length of the penis ; P2 : length of its accessory part ; P3 : length of its lateral expansion ; VG : length of the vagina hard part.

sente en outre une taille croissante au fur et à mesure que les valeurs associées à ces classes, donc leurs bornes, augmentent.

Le net gradient observable dans la figure 2a concerne la longueur totale des crochets ventraux (HV1), celle de leur lame (HV3), la barre ventrale (BV1), la longueur totale des crochets dorsaux (HD1), celle de leur lame (HD3) et de leur garde (HDG). L'axe F1 oppose les classes de parasites possédant des crochets de petite taille aux parasites possédant des crochets de grande taille. La figure 2b montre que ce gradient sur F1 est quasi inexistant pour HD2 (profondeur de lame du crochet dorsal) ; il



ne concerne pas HV2 (profondeur de lame du crochet ventral), HVG (longueur de garde du crochet ventral), et BV2 (expansions latérales de la barre ventrale). On remarque néanmoins que les classes de taille les plus grandes (symboles de taille maximale) ont des coordonnées positives sur F1, sans que leur contribution soit élevée. Les variables P1, P2, P3 et VG (FIG. 2c) relatives à l'appareil génital n'expliquent pas F1.

La figure 2a montre que l'axe F2 oppose petites et grandes valeurs des variables représentées à toutes les classes intermédiaires. En outre, nous avons là l'expression d'un effet Gutman (BENZÉCRI *et al.*, 1980). La classe de taille la plus élevée de HVG (FIG. 2b) a la contribution la plus forte sur F2 (111). Petits et grands vagins s'opposent de manière sensible sur cet axe (FIG. 2c).

Le troisième facteur F3 n'apporte pas d'information fondamentale et ne sera pas représenté.

#### STRUCTURE DE LA POPULATION PARASITAIRE ET VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

La figure 3 représente les 68 variables-colonne dans le plan F1/F2 de l'A.F.C.

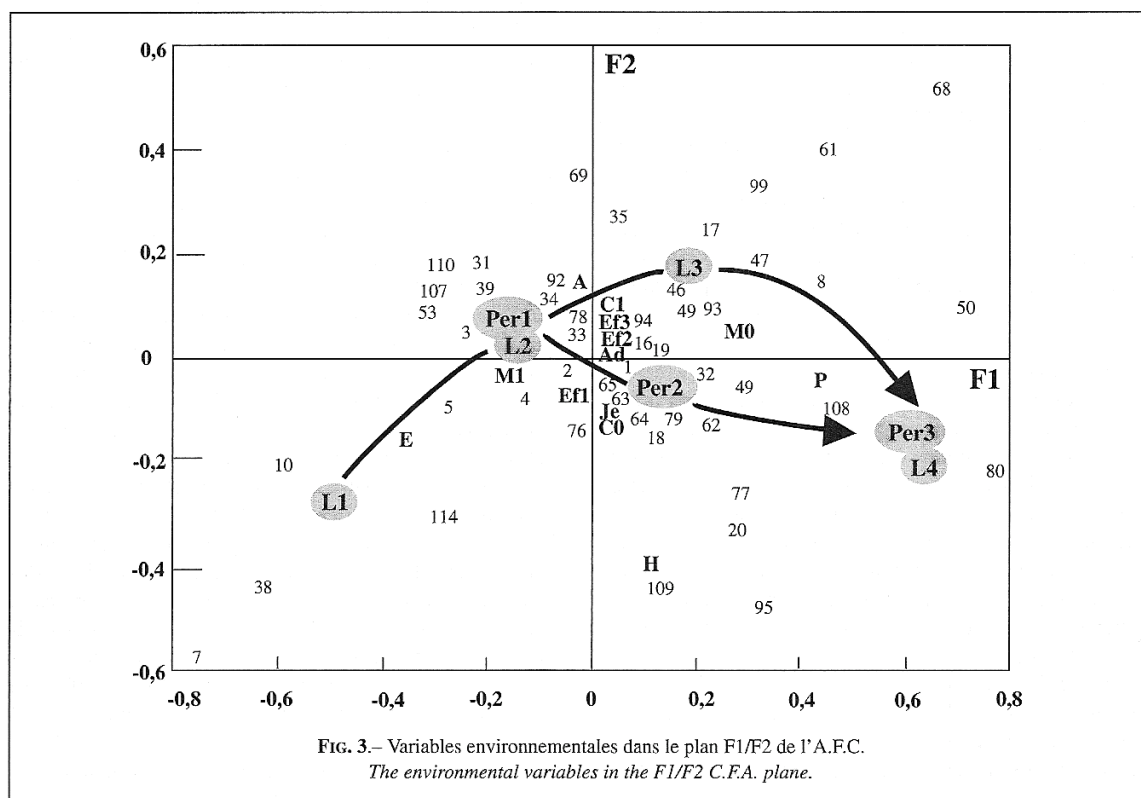
L'axe F1 (27,2 % de l'inertie) est expliqué par : a) la taille des hôtes avec un gradient de L1 (contribution égale

à 154) à L4 (contribution égale à 200) ; b) le périmètre des Monogènes avec un gradient de Per1 à Per3 (contributions respectivement égales à 50 et 84). Autrement dit, les *Ligophorus* de périmètre réduit, présents sur les plus petits hôtes s'opposent à ceux de périmètre important présents sur les poissons de grande taille. Ce gradient est superposable au gradient de taille des pièces haptoriales évoqué dans le paragraphe précédent.

Cette opposition entre petits parasites à pièces haptoriales réduites sur des hôtes de faible dimension d'une part, et grands parasites à larges pièces haptoriales sur des poissons de longueur élevée d'autre part, est particulièrement net dans la figure 4, où sont repris une partie des résultats de l'A.C.P. réalisée in CALTRAN *et al.*, (1995).

La figure 4 représente, dans le plan F1-F2, tous les individus parasites présents sur les hôtes d'hiver et de printemps. Ces poissons ont la particularité d'être principalement des L1 ou des L4. Indépendamment de leur stade de maturité et donc de leur âge, ces Monogènes sont nettement discriminés en deux sous groupes.

Les résultats de l'A.F.C. (FIG. 3) montrent également que les modalités M0 et M1 de la variable "nature du milieu aquatique" présentent des contributions non négligeables (respectivement 103 et 77) : les muges capturés en zone dulçaquicole (coordonnées de M0 positives sur F1)



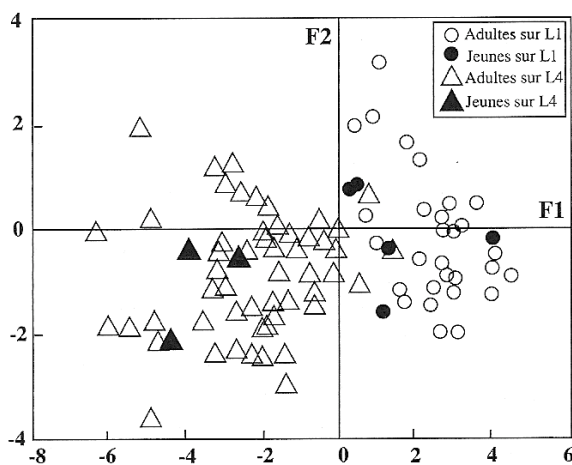


FIG. 4.— Individus-parasites jeunes et adultes sur des hôtes de petite et grande taille : représentation des points correspondants dans le plan F1/F2 de l'A.C.P. réalisée in CALTRAN *et al.*, 1995.

*Young and adult parasite individuals on small and large-sized hosts : graphical representation of the corresponding points in the PCA F1/F2 plane realized in CALTRAN et al., 1995.*

sont en majorité plus grands que ceux échantillonnés en milieu saumâtre (coordonnées de M1 négatives sur F1). La proximité de la modalité E (Été) vers L1, ou de P (Printemps) vers L4 traduit la plus forte représentativité, dans les échantillons de ces saisons, des hôtes de taille L1 ou L4. La densité (D0, D1 ou D2) et le stade de maturité des *Ligophorus* (Je et Ad), la présence ou l'absence d'autres espèces de parasite (C0 ou C1) n'interviennent pas. Les stations ont toutes une faible contribution et ne jouent pas de rôle prédominant. La station 3, qui a la plus forte contribution (24) sur F1, se caractérise par le fait que 45 des 449 *Ligophorus* de l'analyse s'y trouvent, dont 36 sur des poissons de taille L2 et L3. La position excentrée de certains points-station tient aux conséquences qu'ont des événements plus rares dans une A.F.C. Ainsi les stations 7 ou 80, excentrées sur F1, comptent respectivement 2 et 1 parasites ; les poissons sont du type L2 (7) et L3 (80). Dans tous les cas, les groupes localisés de stations marginales (par exemple 50, 80 et 108 dans les valeurs positives de F1) ne correspondent pas à des positions particulières dans les branchies. Les considérer comme variables supplémentaires dans l'A.F.C. ne change rien aux conclusions.

L'axe F2 (10 % de l'inertie) souligne l'influence des saisons. Il oppose des individus grands (L4) ou petits (L1) échantillonnés en hiver (contribution : 244) au reste de la population. Les autres variables n'expliquent pas cet axe.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Nous retiendrons des résultats présentés les faits suivants :

- Les muges d'une taille voisine de 10 cm sont porteurs de *L. imitans* de petite taille ; les mensurations de leurs crochets de fixation sont réduites. Les muges d'une trentaine de centimètres abritent des Monogènes aux caractéristiques inverses. Les poissons de tailles et d'âges intermédiaires sont parasités par des *Ligophorus* aux caractéristiques médianes. L'appareil génital mâle ou femelle n'est pas concerné par ces gradients.

- Le stade de maturité de ces parasites, et par conséquent la structure démographique des infrapopulations, n'interfèrent pas avec ces tendances. Les groupes discriminés ne sont donc pas le fait de la relation classique âge-taille.

- L'effectif local de *L. imitans*, la présence d'espèces différentes et donc de compétiteurs potentiels, n'ont pas d'effet décelable.

- La position des différents individus dans les branchies, biotopes de nature hétérogène, n'a pas d'incidence sur la variabilité morphologique observée.

- La saison et le caractère doux ou salé des milieux considérés n'ont pas d'effet direct sur la plasticité morphologique. Aucun groupe n'est ségrégué sur ces critères, et aucun gradient saisonnier n'apparaît.

Si la plasticité morphologique a été mise en évidence chez un certain nombre de Monogènes (*cf.* CALTRAN *et al.*, 1995), l'identification de son déterminisme est rare. La dépendance de taille entre parasites et hôtes avait été notée chez des *Dactylogyridae* de carpes (*Hypophthalmichthys*) (GUSSEV & KULEMINA, 1971), chez les *Diplectanum* du Bar *Dicentrarchus labrax* (SILAN & MAILLARD, 1989), et chez *Dactylogyrus hypophthalmichthys*, Monogène branchial de la carpe *H. molitrix* (BELOVA, 1988). Cette présente étude est cependant la première à démontrer cette dépendance à l'échelle "populationnelle", et en considérant plusieurs variables simultanément.

Nous avons montré (CALTRAN *et al.*, 1995) que les appareils génitaux mâle et femelle étaient quasi indépendants de l'opisthohapteur sur le plan biométrique. Nous montrons ici, d'une part que les mesures des principales pièces haptorales sont associées à la taille des hôtes et donc de leurs branchies, d'autre part que les pièces génitales ne sont pas concernées par ce phénomène. Nous interprétons ce résultat comme l'expression de l'influence des contraintes environnementales, en particulier hydrodynamiques et anatomiques, sur le système de fixation de ces Monogènes. La variabilité observée chez les organes génitaux échapperait à ces contraintes.



Il convient de rappeler en effet que le biotope "branchies de téléostéen" est un biotope de type mosaïque très hétérogène, tant du point de vue de l'hôte (nombre de filaments, surface branchiale) que des facteurs environnementaux externes (milieu aquatique) (PALING, 1968 ; WOOTTEN, 1974 ; SILAN *et al.*, 1987 ; SILAN & LE POMMELET, 1995). L'hétérogénéité des branchies, et la vitesse des courants les traversant, augmentent avec leur taille et donc l'âge des hôtes. L'éthologie des poissons est également en cause, puisque les adultes nagent beaucoup plus rapidement. Or nous savons depuis KEARN (1970) que la performance de l'attachement des Monogènes sur les lamelles branchiales est étroitement liée à la taille des crochets, de leur garde et de la profondeur de leur lame. GUSSEV (1967) et GUSSEV & KULEMINA (1971) ont même montré que la longueur des crochets augmentait avec la longueur des lamelles secondaires. Cette augmentation de la longueur des lamelles secondaires avec la taille des branchies pourrait expliquer l'indépendance entre longueur et profondeur de la lame des crochets (CALTRAN *et al.*, 1995). La longueur de la lame semble augmenter plus rapidement avec la taille de l'hôte que sa profondeur.

Un accroissement allométrique simultané, du fait d'un vieillissement également simultané des muges et des *Ligophorus*, ne peut pas être en cause. Le taux de renouvellement des populations de Monogène est beaucoup trop rapide (LAMBERT, 1977 ; SILAN & MAILLARD, 1989). Les *Ligophorus* vivent quelques mois, tandis qu'un muge de 40 cm de longueur totale a environ six ans (FARRUGIO, 1975). On sait en outre que le hôte et ses pièces sclérifiées cessent de croître bien avant que le parasite n'ait atteint sa taille maximale (SPROSTON, 1946 ; BRINKMANN, 1952 ; SILAN & MAILLARD, 1989). Enfin, si la relation âge-taille était déterminante, les tendances observées concerneraient également le système génital.

Pour des *Gyrodactylus*, KULEMINA (1988) n'observe pas cette relation entre taille des crochets et taille des hôtes. *Salsuginus yutanensis* est un Ancyrocephalidae ectoparasite de *Fundulus sciadicus* ; FERDIG *et al.*, (1993) associent la variabilité de la taille de ses crochets à des effets de sites et de dates, et non pas à la variation de taille de l'hôte. Mais la relative homogénéité des tailles des hôtes échantillonnés par ces derniers auteurs (38 à 63 mm) pourrait être en cause.

La structure démographique des infrapopulations n'a pas d'incidence sur les tendances morphologiques observées. La relation âge-taille ne prend pas l'importance qu'elle prend chez d'autres organismes, du fait de la croissance rapide de ces Monogènes et des pièces haptorales (SPROSTON, 1946 ; BRINKMANN, 1952 ; SILAN & MAILLARD, 1989).

Les variations locales d'effectif de *L. imitans*, la présence d'espèces différentes, et donc de compétiteurs potentiels, n'ont pas d'effet décelable. L'accroissement

des compétitions intra ou interspécifique, et la limitation des ressources qui en résulte, ont parfois une action déterminante sur la plasticité morphologique de certains plathelminthes du tube digestif. Ce phénomène a été décrit entre autres chez des Cestodes du genre *Hymenolepis*, *Diphylobotrium*, *Eubotrium*, et *Bothriocephalus* (KENNEDY, 1983), chez des Trematodes mesoparasites du genre *Fasciola* (BORAY, 1969) et ectoparasites du genre *Transversotrema* (MILLS, 1980). Une telle action n'est pas visible dans la population de *Ligophorus* étudié ; ce résultat mérite néanmoins d'être confirmé dans des situations d'effectif bien plus élevé.

La répartition branchiale de ces *Ligophorus* n'influe pas sur leur plasticité morphologique. Ce point devra être confirmé pour d'autres populations, compte tenu du rôle joué par les contraintes hydrodynamiques sur cette répartition branchiale (PALING, 1968 ; WOOTTEN, 1974 ; SILAN, 1984). Dans notre échantillon, *L. imitans* occupe 49 stations élémentaires sur les 120 définies (SILAN & LE POMMELET, 1995). Ces stations ont la particularité d'être principalement des stations dites basales, autrement dit dans la zone la plus interne définie sur les filaments. Le nombre relativement réduit de positions prises par les monogènes étudiés, et le fait que les stations utilisées sont structurellement assez équivalentes, ne traduisent pas l'hétérogénéité à laquelle d'autres populations sont soumises. L'absence de tendance à cette échelle en est peut-être la résultante.

La nature saumâtre ou dulçaquicole des milieux visités n'a pas d'effet direct sur la plasticité morphologique. Aucun gradient saisonnier, lié ou non à la température, n'apparaît. Les *Ligophorus* réagissent donc différemment de certains *Gyrodactylus* à générations emboîtées (MALMBERG, 1970 ; ERGENS, 1965 a et b, 1975 et 1976 ; ERGENS & GELNAR, 1985 ; OGAWA, 1985 ; KULEMINA, 1988 ; MO, 1991 a, b et c). Chez ces derniers, la taille des crochets augmente lorsque la température diminue. D'après KULEMINA puis MO, ce phénomène serait lié à la rétention prolongée de la génération emboîtée aux basses températures. Cette génération sortirait au terme d'un développement plus complet. Comme l'indiquent ces auteurs, les variations notées dépendraient de la nature vivipare des *Gyrodactylus*, et indirectement de la température.

MALMBERG (1970) puis KULEMINA (1988) indiquent aussi une variation de la taille des crochets en fonction de la composition chimique de l'eau. La salinité notamment augmenterait la taille des crochets. Nous ne pouvons pas confirmer cela.

En termes de biologie des populations, ces divers résultats sont importants car ils mettent en évidence la capacité qu'a chaque infrapopulation parasitaire à s'adapter à un environnement changeant, et dans tous les cas différent d'une catégorie d'hôte à une autre. Les populations étudiées ici sont de nature fragmentée, et ce type de

système est "paramétrable", naturellement, par le choix même de ces hôtes. Ces modèles sont donc de toute évidence d'un grand intérêt pour étudier le caractère adaptatif et plus ou moins rapide de tel ou tel caractère, et pour identifier les éventuels facteurs écologiques en cause.

Ces résultats sont également importants du point de vue évolutif. Ils montrent à quel point cette variabilité peut être différentielle dans le temps, l'espace, et selon les organes considérés. Cette variabilité, rarement mise en évidence et encore moins souvent expliquée, n'a jamais été prise en compte dans les travaux d'ordre phylétique. Il serait utile qu'elle le soit. Enfin, rappelons que *Liza ramada* est parasité par trois espèces congénériques de *Ligophorus* qui ne diffèrent morphologiquement que par quelques traits : forme et/ou taille des hamuli, du pénis et du vagin. Il paraît désormais intéressant de s'interroger sur la variabilité des autres espèces et son déterminisme. Le problème plus général de leur spéciation dans un contexte de populations fragmentées pourra ainsi être posé.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BELOVA, S.V., 1988.— Variability of chitinoïd structures of *Dactylogyrus hypophthalmichthys* (Monogeneoidea) in relation to host size and season. In : SKARLATO, O.A., (eds) *Investigations of monogeneans in the USSR*, Leningrad : 38-43.
- BENZECRI, J.P., 1980.— *L'analyse des données*. Tome I : *La taxinomie*, 652 p. Tome II : *L'analyse des correspondances*, 632 p. 3<sup>ème</sup> édition, Dunod, Paris.
- BORAY, J.C., 1969.— Experimental fascioliasis in Australia. *Adv. Parasit.*, 7 : 95-210.
- BRINKMANN, A.J., 1952.— Fish trematodes from norwegian waters. *Naturv. rekke.*, 1 : 25-75.
- CALTRAN, H., SILAN, P. & ROUX, M., 1995.— *Ligophorus imitans* (Monogenea) ectoparasite de *Liza ramada* (Teleostei) : I. Populations naturelles et variabilité morphologique. *Ecologie*, 26 : 95-104.
- ERGENSE, R., 1965a.— Die Morphogenese der chitinoïden Teile des Haptors bei *Gyrodactylus decorus* Malmberg, 1956 (Monogeneoidea) und ihre morphologisch-metrische Variabilität. *Z. Parasitkde.*, 25 : 359-370.
- ERGENSE, R., 1965b.— Die Morphogenese der chitinoïden Teile des Haptors bei *Gyrodactylus tincae* (Malmberg, 1956) Malmberg, 1964 (Monogeneoidea) und ihre morphologisch-metrische Variabilität. *Z. Parasitkde.*, 26 : 173-184.
- ERGENSE, R., 1975.— Contribution to the knowledge of the species *Gyrodactylus aphyae* Malmberg, 1957 and *G. pannonicus* Molnar, 1968 (Monogeneoidea : Gyrodactylidae). *Vest. Cesk. Spol. Zool.*, 39 : 1-8.
- ERGENSE, R., 1976.— Variability of hard parts of opisthaptor of two species of *Gyrodactylus* Nordmann, 1832 (Monogeneoidea) from *Phoxinus phoxinus*. *Folia parasit.*, 23 : 111-126.
- ERGENSE, R. & GELNAR, M., 1985.— Experimental verification of the effect of temperature on the size of hard parts of *Gyrodactylus katharinei*, Malmberg, 1964 (Monogenea). *Folia parasit.*, 32 : 377-380.
- FARRUGIO, H., 1975.— *Les Muges (Poissons, Téléostéens) de Tunisie. Répartition et pêche. Contribution à leur étude systématique et biologique*. Thèse de Doctorat de 3<sup>ème</sup> cycle. Université des Sciences et Techniques du Languedoc : 201p.
- FERDIG, M.T., McDOWELL, M.A., JANOVY, J. & CLOPTON, R.E., 1993.— Patterns of morphological variation of *Salsuginus yutanensis* (Monogenea : Ancyrocephalidae) over space and time. *J. Parasit.*, 79 : 744-750.
- GUSSEV, A.V., 1967.— The morphological criterion and characters of freshwater monogenetic Trematodes in modern taxonomy. *Parasitologica*, 1 : 55-66.
- GUSSEV, A.V. & KULEMINA, I.V., 1971.— Variability of characters, behaviour and cycle of development of monogeneans in relation to age of host. *Parasitologica*, 5 : 320-327 (en russe).
- KEARN, G.C., 1970.— The attachment of the ancyrocephalid monogenean *Haliotrema balisticus* to the gills of trigger fish, *Balistes capricus* (= *carolinensis*). *Parasitol.*, 63 : 157-162.
- KENNEDY, C.R., 1983.— General ecology. In : ARME, C & PAPAS, P.W., (eds) *Biology of the Eucestoda. Vol.1*. Academic Press, London : 28-80.
- KULEMINA, I.V., 1988.— Size variability of the adhesive elements in some species of *Gyrodactylus*. In : SKARLATO, O.A., (eds) *Investigations of monogeneans in the USSR*, Leningrad : 34-37.
- LAMBERT, A., 1977.— Développement larvaire et post-larvaire d'*Ergenstrema mugilis* Paperna, 1964 (Monogène, Ancyrocephalidae) parasite de *Liza ramada* (Risso, 1826) (Téléostéen, Mugilidae). *Z. Parasitkde.*, 52 : 229-240.
- LEBRETON, J.D., ROUX, M., BANCO, G. & BACOU, A.M., 1990.— *BIOMECO (biométrie écologie) version 3.9 software of statistical Ecology for P.C.* Avenix, CNRS, 46 p.
- MALMBERG, G., 1970.— The excretory system and the marginal hooks as a basis for the systematics of *Gyrodactylus* (Trematoda, Monogenea). *Arkiv for Zoologi*, serie 2, 23 : 1-235.
- MILLS, C.A., 1980.— Age- and density-dependant growth within populations of the ectoparasitic digenean *Transversotrema patialense* on the fish host. *Int. J. Parasit.*, 10 : 287-291.
- MO, T.A., 1991 a.— Seasonal variations of opisthaptor hard parts of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea : Gyrodactylidae) on parr of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in the River Batnfjordselva, Norway. *Syst. Parasit.*, 19 : 231-240.
- MO, T.A., 1991 b.— Seasonal variations of opisthaptor hard parts of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea : Gyrodactylidae) on rainbow trout *Onchorhynchus mykiss* (Walbaum, 1972) in a fish farm, with comments on the spreading of the parasite in south-eastern Norway. *Syst. Parasit.*, 20 : 1-9.
- MO, T.A., 1991 c.— Variations of opisthaptor hard parts of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea : Gyrodactylidae) on parr of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in laboratory experiments. *Syst. Parasit.*, 20 : 11-19.
- OGAWA, K., 1985.— A Monogenean Parasite *Gyrodactylus masu* sp.n. (Monogenea : Gyrodactylidae) of Salmonid Fish in Japan. *Bul. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 52 : 947-950.
- PALING, J.E., 1968.— A method of estimating the relative volume of water flowing over the different gills of a freshwater fish. *J. exp. Biol.*, 48 : 533-544.
- SILAN, P., 1984.— *Biologie comparée des populations de Diplectanum aequens et Diplectanum aubieri*, Monogènes branchiaux de *Dicentrarchus labrax*. Thèse de Doctorat de 3<sup>ème</sup> cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc : 275 p.
- SILAN, P., EUZET, L., MAILLARD, C. & CABRAL, P., 1987.— Le biotope des ectoparasites branchiaux de Poissons : Facteurs de variations dans le modèle Bar-Monogènes. *Bull. Ecol.*, 18 : 383-391.
- SILAN, P. & LE POMMELET, E.— Le biotope des ectoparasites



- branchiaux : définition de l'espace colonisé et des unités d'échantillonnage. *Ecologie*, 26 : 7-14.
- SILAN, P. & MAILLARD, C., 1989.— Biologie comparée du développement et discrimination des Diplectanidae ectoparasites du Bar (Teleostei). *Ann. Sci. Nat., Zool., Paris. 13<sup>ème</sup> série*, 10 : 31-45.
- SPROSTON, N., 1946.— A synopsis of the monogenetic trematodes. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, 25 : 185-600.
- WOOTEN, R., 1974.— The spatial distribution of *Dactylogyrus amphibothrium* on the gills of raffe *Gymnocephalus cerna* and its relation to the relative amounts of the water passing over the parts of the gills. *J. Helminth.*, 48 : 167-174.

#### ENGLISH ABRIDGED VERSION

*Ligophorus imitans* (Monogenea, Ancyrocephalidae) is a gill ectoparasite of *Liza ramada* (Teleostei). In Camargue (Rhône delta, France), the haptor hard parts and the copulatory organs of this helminth show a notable phenotypic variability (CALTRAN *et al.*, 1995).

Each parasite infrapopulation is subject to environmental constraints. These constraints result from the biology and the host ecology. The gill size and the gill biotope heterogeneity increase with the host age. The hydrodynamic characteristics depend on this heterogeneity and affect the gill distribution of these monogeneans. The first aspect of the ecological problem consists to analyse the potential link between these distributions and the morphological variability of the opisthaptor. In the Rhône delta, the mullet *Liza ramada* moves from brackish to fresh areas and vice versa according to the seasons. The potential effect of physico-chemical constraints associated with such behaviours on the morphological variability is also unknown. Moreover, each parasite infrapopulation has its own characteristics influenced by the demographic processes : age classes, stages of sexual maturity, local parasite densities and community structure. The influence of eight of these environmental or structural variables (see TAB. I) on the phenotypic variability has been studied by a correspondence factorial analysis (C.F.A.). This morphological plasticity has been assessed with the fourteen biometrical variables considered in CALTRAN *et al.*, 1985. Each of these biometrical variables has been redefined with 6 categories (see TAB. II for the contingency table structure).

The eigenvalues graph is presented figure 1. The F1/F2 plane has been analysed : figures 2a, 2b et 2c show the biometrical variables in this plane ; the environmental and structural variables are represented in figure 3. Six of the fourteen biometrical variables are subject to a gradient on F1 : there are the blade lengths and the total length of the ventral anchor, the ventral bar total length, the blade, the guard and the total lengths of the dorsal anchor. The small and high values of these variables are opposed on this axis (FIG 2a). The

host length and the parasite perimeter are concerned by the same gradient (FIG 3). Small and big vagina are mainly opposed on the F2 axis (FIG 2c). Some more precise interpretations can be drawn from these different figures (2a, 2b, 2c and 3) :

- the small mullets (about 10 cm) have parasites with small anchors. The large-sized mullets (about 30 cm) have monogeneans with inverse characteristics. The male or female copulatory organs are not concerned by these gradients. A simultaneous allometric growth related to a simultaneous ageing of the hosts and their parasites cannot explain the relation between parasite, host and anchor sizes. The average span of life is in fact a few months for *L. imitans* and more than 6 years for a mullet. On the other hand, the concomitant increase of size between *Ligophorus* anchors and *Liza ramada* lengths could be related to the hydrodynamic (PALING, 1968 ; WOOTEN, 1974 ; SILAN *et al.*, 1987) and anatomical (GUSSEV & KULEMINA, 1971) constraints supported by these ectoparasites. Firstly, the currents and the secondary lamella lengths increase with the gill size. Secondly, the performances of the parasite attachment to the gills are associated to the anchor length, its guard size and the depth of its blade (KEARN, 1970).

- the stage of sexual maturity and hence the infrapopulation demographic structures do not interfere with these trends. The different groups are not discriminated according to the usual age-size relation.

- the local density of *L. imitans*, the presence of some other parasite species and therefore the presence of potential competitors have no detectable effects.

- the gill position occupied by these monogeneans does not influence the observed morphological variability.

- the seasons (temperature) and the nature of the sampling sites (salinity) have no direct effects on the morphological plasticity.

These different results are important from the population biology viewpoint. They bring to the fore the ability of each infrapopulation to adapt to variable environments and to the physical constraints associated to the host. These populations are naturally fragmented, and the choice of environmental parameters can be made *a priori*. So the more or less quick change of some morphological characteristic or other, and the ecological processes involved, can be tested. These results are also important from the evolution viewpoint. They underline how this variability can be differential in time, in space, and according to the biological organs considered. This morphological plasticity was not often underscored and explained ; it was even more rarely considered in phylogenetic works. Finally, three congeneric and morphologically close species of *Ligophorus* are ectoparasites of *Liza ramada*. A comparative approach of their respective variability in a fragmented population context could cast new light on the general problem of such speciations.